

**QUELQUES PROBLÈMES TAXINOMIQUES
ET PHYLOGÉNÉTIQUES DES SAXIFRAGACÉES
VUS À LA LUMIÈRE DE LA BIOCHIMIE FLAVONIQUE**

Par M. JAY *

I. INTRODUCTION

Depuis BAILLON (Histoire des Plantes, 1872), la famille des Saxifragacées a subi de profonds remaniements ; l'auteur lui donnait alors sa définition la plus large et lui reconnaissait 20 séries :

Famille des SAXIFRAGACÉES selon BAILLON

Séries :	Séries :	Séries :
I. Saxifragées	VIII. Escalloniées	XV. Bruniées
II. Penthorées	IX. Brexiées	XVI. Hamamélidées
III. Céphalotées	X. Pittosporées	XVII. Liquidambarées
IV. Parnassiées	XI. Ribésiées	XVIII. Platanées
V. Francoées	XII. Bauérées	XIX. Myosurandrées
VI. Hydrangées	XIII. Cunoniées	XX. Datiscées (?)
VII. Philadelphées	XIV. Codiées	

Nombre de ces séries ont été depuis élevées au rang de familles autonomes : Céphalotacées, Pittosporacées, Cunoniacées, Bruniacées, Hamamélidacées, Platanacées, Myrothamnacées, Datiscaccées ; et la définition la plus couramment admise aujourd'hui de la famille des Saxifragacées *sensu stricto* est celle proposée par ENGLER dans la deuxième édition du « *Natürliche Pflanzenfamilien* » (1930), définition reprise d'ailleurs dans « *ENGLER'S Syllabus* » (MELCHIOR, 1964) :

Famille des SAXIFRAGACÉES selon ENGLER

1. s/famille des Penthoroïdées : *Penthorum*.

2. s/famille des Saxifragoïdées.

Tribu des Astilbées : *Astilbe*, *Rodgersia*, *Astilboides*.

Tribu des Leptarrhénées : *Leptarrhena*, *Tanakea*.

Tribu des Saxifragées : *Oresitrophe*, *Aceriphyllum*, *Bergenia*, *Jepsonia*, *Bolandra*, *Sullivantia*, *Boykinia*, *Suksdorfia*, *Hieronymusia*, *Pel-*

* Résumé de Thèse, Lyon 1969.

tiphyllum, *Saxifraga*, *Saxifragopsis*, *Saxifragella*, *Zahlbrucknera*,
Tiarella, *Heuchera*, *Tolmiea*, *Mitella*, *Bensonia*, *Tellima*, *Elmera*,
Lithophragma, *Conimitella*, *Chrysosplenium*.

3. s/famille des Ribésioïdées : *Ribes*.
4. s/famille des Vahlloïdées : *Vahlia*.
5. s/famille des Francoïdées : *Francoa*, *Tetilla*.
6. s/famille des Eremosynoïdées : *Eremosyne*.
7. s/famille des Lépuropétaloïdées : *Lepuropetalum*.
8. s/famille des Parnassioïdées : *Parnassia*.
9. s/famille des Bauéroïdées : *Bauera*.
10. s/famille des Ptérostémonoïdées : *Pterostemon*.
11. s/famille des Hydrangéoïdées
 - Tribu des Philadelphées : *Carpenteria*, *Philadelphus*, *Jamesia*, *Fendlera*, *Deutzia*, *Whipplea*.
 - Tribu des Kirengeshomées : *Kirengeshoma*.
 - Tribu des Hydrangées : *Deinathe*, *Cardiandra*, *Platycrater*, *Hydrangea*, *Schizophragma*, *Pileostegia*, *Dichroa*, *Broussaisia*, *Decumaria*.
12. s/famille des Tétracarpéoïdées : *Tetracarpea*.
13. s/famille des Itéoïdées : *Itea*.
14. s/famille des Brexioïdées : *Brexia*, *Ixerba*, *Roussea*.
15. s/famille des Escallonioïdées
 - Tribu des Anoptérées : *Anopterus*.
 - Tribu des Cuttsiées : *Cuttsia*, *Abrophyllum*.
 - Tribu des Tribélesiées : *Tribeles*.
 - Tribu des Forgésiées : *Forgesia*.
 - Tribu des Argophyllées : *Argophyllum*, *Carpodetus*, *Berenice*, *Colmeiroa*.
 - Tribu des Pottingériées : *Pottingeria*.
 - Tribu des Escalloniées : *Quintinia*, *Valdivia*, *Escallonia*.
 - Tribu des Polyosmées : *Polyosma*.
16. s/famille des Montinioïdées : *Montinia*, *Grevea*.
17. s/famille des Phyllonomoïdées : *Phyllonoma*.

La famille ainsi définie pose cependant de nombreux problèmes taxinomiques et phylogénétiques, du fait de son extrême diversité :

- diversité dans l'habitus, puisque Saxifragoïdées, Pentthoroïdées, Francoïdées... sont herbacées, alors que Ribésioïdées, Hydrangéoïdées, Escallonioïdées... sont ligneuses.
- diversité dans la distribution géographique : Pentthoroïdées, Saxifragoïdées, Hydrangéoïdées appartiennent pratiquement toutes à l'hémisphère nord, alors que Francoïdées, Brexioïdées, Montinioïdées relèvent de l'hémisphère sud.
- diversité sur le plan morphologique : il existe des espèces à fleurs apétales, d'autres à périanthe double, — des espèces à fleurs polyandriques, d'autres à androcée

tri-, di- ou haplostémonc, voire oligomère, — des espèces à gynécée supère, d'autres à gynécée infère.

- diversité palynologique comme le soulignent les travaux d'AGABABJAN (1960-1964), et d'ERDTMAN (1966).
- diversité dans le domaine caryologique particulièrement bien étudié par SCHOEN-NAGEL (1931), SAX (1931), SKOVSTED (1934), LÖVE & LÖVE (1948, 1951), ZIELINSKI (1952, 1955) et HAMEL (1953).
- diversité également anatomique et embryologique que mettent en évidence les travaux de THOUVENIN (1890), TIPPO (1938) et MORF (1950) d'une part, de RÖCEN (1928), DALHGREN (1930), MAURITZON (1933), SOUÈGES (1936) et LEBÈGUE (1952) d'autre part.

Des réponses ont déjà été apportées grâce aux nombreuses contributions morphologiques, anatomiques, palynologiques, cytologiques et embryologiques dont cette famille a fait l'objet ; mais bien des problèmes restent encore posés :

- tant au niveau des Saxifragacées *sensu stricto* : problèmes d'affinités de certaines espèces, de certains genres ..., et surtout problème de l'unité de la famille.
- qu'au niveau des familles considérées comme affines des Saxifragacées : Cunoniacées, Pittosporacées, Bruniacées, Hamamélidacées, ...

C'est pourquoi, il nous a semblé intéressant de soumettre cette famille des Saxifragacées (*sensu lato*) à une discipline nouvelle, la chimiotaxinomie, et plus précisément de définir le chimisme polyphénolique de ses représentants. Les polyphénols (leucoanthocyanes, flavonols, flavones, acide ellagique, pour ne citer que les composés plus particulièrement recherchés) constituent en effet de « bons indicateurs taxinomiques » du fait de leur large distribution botanique, — de leur grande variabilité structurale — et de leur stabilité. Ces composés peuvent de plus jouer le rôle de « traceurs phylogénétiques » ; en effet, à la suite des travaux de BATE-SMITH (1956, 1962), LEBRETON (1962) et HARBORNE (1967), un certain nombre de principes d'évolution flavonique ont pu être dégagés dont les principaux sont les suivants : la présence de leucoanthocyanes (leucodelphinidine, leucocyanidine, leucopaeonidine...) de flavonols (myricétine, quercétine, kaempférol...) et de dérivés trihydroxylés sur le phényle latéral (leucodelphinidine, myricétine) est considérée comme un caractère primitif ; par contre, la disparition de ces composés et la présence de flavone (lutéoline, apigénine,...) constituent des critères d'évolution. La présence d'acide ellagique, dérivé trihydroxylé, a une signification phylogénétique encore controversée : pour certains, c'est un caractère primitif, pour d'autres, c'est le résultat d'une mutation.

Précisons cependant qu'il ne s'agit pas ici d'une étude détaillée (publiée par ailleurs (JAY, 1969 *a* et *b*)), mais plutôt d'un profil systématique rapide visant à souligner le très intéressant apport de la biochimie polyphénolique en ce domaine. Notre attention portera surtout sur les problèmes relatifs à la famille des Saxifragacées *sensu stricto* ; en ce qui concerne les familles affines de cette dernière, nous ne retiendrons que celle des Pittosporacées (pour les autres, nous renvoyons le lecteur aux publications originales, JAY, 1968 *a*, *b* et *c*).

TABLEAU 1. — Profil polyphénolique des Saxifragacées

	LA	LD	LCy	FloI	M	Q	K	Ac. ellag.	Autres Composés
PENTHOROÏDÉES :									
<i>Penthorum</i> (1).....	1 ‰	—	+	5 ‰	—	+++	(+)	+++	
SAXIFRAGOÏDÉES :									
Astilbées									
<i>Astilbe</i> (4).....	9	+	++	4	—	+++	(+)	—	
<i>Rodgersia</i> (4).....	10	++	++	7	+	+++	(+)	—	
<i>Astilboïdes</i> (1).....	2	(+)	+	<1	—	++	—	+++	
Saxifragées									
<i>Aceriphyllum</i> (1).....	1	+	(+)	2	—	++	+	+++	
<i>Bergenia</i> (5).....	1	—	+	6	—	++++	(+)	+++	
<i>Saxifraga Boraphila</i> (6).....	1	—	+	± riches	—	++	(+)	+++	
<i>Diptera</i> (3).....	riches	(+)	+++	»	—	++	—	+	
Autres (50).....	»	+++	+	»	(+)	++	(+)	+ ou —	
<i>Bensonia</i> (1).....	15	+++	+	6	—	++	+++	—	
<i>Heuchera</i> (6) } <i>Tiarella</i> (1) } <i>Tolmiea</i> (1) } <i>Mitella</i> (1) } <i>Tellima</i> (1) }	6	+	+	4	+++	++	(+)	+	
<i>Sullivantia</i> (1).....	5	+	+	4	—	+++	++	+	
<i>Boykinia Peltoboykinia</i> (1).....	1	—	+	5	—	+	+++	+++	
<i>Euboykinia</i> (2).....	14	—	+++	7	—	+++	(+)	—	
<i>Peltiphyllum</i> (1).....	4	+	+	9	++	+++	+	+	
<i>Chrysosplenium</i> (2).....	8	+	++	0	—	—	—	—	+ (§)
RIBÉSIOÏDÉES :									
<i>Fibes</i> (32).....	16	+++	+	4	(+)	+++	+	—	
<i>Symphocalyx-Coreosma</i> (2).....	2	(+)	+	3	—	++	++	+++	
FRANCOÏDÉES :									
<i>Francoa</i> (2).....	0	—	—	0	—	—	—	+++	

	LA	LD	LCy	Flol	M	Q	K	Ac. ellag.	Autres Composés
PARNASSIOÏDÉES :									
<i>Parnassia</i> (1).....	8 ‰	(+)	+++	13 ‰	—	+++	(+)	—	
BAUÉROÏDÉES :									
<i>Bauera</i> (1).....	1	+	(+)	4	+++	(+)	+	—	
HYDRANGÉOÏDÉES :									
Philadelphées									
<i>Jamesia</i> (1).....	33	++++	+++	7	+++	++	(+)	—	
<i>Philadelphus</i> (28).....	3	—	++	4	—	+++	+	—	+ (*)
<i>Deutzia</i> (16).....	10	++	++	3	—	+++	(+)	—	+ (*)
Hydrangées									
<i>Deinathe</i> (2).....	15	+	+++	2	—	++	+	—	
<i>Hydrangea</i> (14)	5	—	++	4	—	+++	(+)	—	+ (*)
<i>Schizophragma</i> (1)									
<i>Pileostegia</i> (1)									
<i>Decumaria</i> (1)									
Kirengeshomées									
<i>Kirengeshoma</i> (1).....	<1	—	(+)	3	—	+++	(+)	—	
ITÉOÏDÉES :									
<i>Itea</i> (1).....	15	+++	+	0	—	—	—	—	
BREXIOÏDÉES :									
<i>Brexia</i> (1).....	14	+++	+	0	—	—	—	—	
ESCALLONIOÏDÉES :									
<i>Escallonia</i> (4).....	2	(+)	+	2	—	+	++	—	
MONTINIOÏDÉES :									
<i>Montinia</i> (1).....	1	—	(+)?	15	—	+++	+	—	+ (*)

II. LA FAMILLE DES *SAXIFRAGACÉES* *sensu stricto*

A. DÉFINITION CHIMIQUE

Deux cents espèces de Saxifragacées provenant de récoltes dans la nature et de divers jardins botaniques français ou étrangers ont été soumises à notre technique d'analyse des flavonoïdes (LEBRETON & *al.*, 1967). Le tableau I retrace le profil polyphénolique de cette famille, élaboré à partir des résultats détaillés déjà publiés (JAY, 1969 *a*).

B. DISCUSSION DE QUELQUES PROBLÈMES TAXINOMIQUES

1. Sous-famille des **Saxifragoïdées**

a. *Tribu des Astilbées*

ENGLER (1930) rassemble sous ce vocable trois genres, *Astilbe*, *Rodgersia* et *Astilboïdes* qui paraissent en effet avoir entre eux de nombreuses affinités tant par leur mode de vie que par leur morphologie. Cependant, bien des taxinomistes ne partagent pas le point de vue de l'auteur allemand, et en particulier

LÉGENDE DU TABLEAU I

Les symboles suivants sont adoptés :

- LA : leucoanthocyanes totales dont la teneur est exprimée en ‰ poids sec
- LD : leucodelphinidine
- LCy : leucocyanidine
- Flol : flavonols totaux dont la teneur est exprimée en ‰ poids sec
- M : myricétine
- Q : quercétine
- K : kaempférol
- Les teneurs respectives des divers composés de ces deux classes de polyphénols sont exprimées par :
 - absent
 - (+) trace
 - + faible
 - ++ assez important
 - +++ important
 - ++++ très important
- Ac. ellag. : acide ellagique
 - + détection par chromatographie
 - +++ obtention du composé en quantités pondérables
- Autres composés :
 - (§) : flavones
 - (*) : composé de fluorescence jaune-ocre et de R_f 0,52 dans le solvant acide acétique 60 % sur papier Whatman n° 1, éthanol Max. 258, (270), 376 nm
- Dans la plupart des cas, ces chiffres ou symboles représentent des valeurs moyennes entre plusieurs espèces ; le nombre de ces dernières figure dans la parenthèse suivant le nom de genre.

les cytologistes qui suggèrent sur la base des nombres chromosomiques ($2n$ égal respectivement à 28, 30 et 34), que cette ressemblance est due à un phénomène de convergence. L'analyse flavonique confirme en partie ce point de vue puisque, si les compositions pigmentaires de *Astilbe* et de *Rodgersia* ne sont pas très différentes, par contre, celle de *Astilboïdes* en est bien distincte : extrême réduction des leucoanthocyanes avec quasi disparition de la leucodelphinidine, grande importance de l'acide ellagique. De toute évidence, *Astilboïdes* ne peut être maintenu dans le cercle de parenté des deux autres genres.

b. Tribu des Saxifragées

Dans la tribu des Saxifragées, nous notons la relative homogénéité biochimique du genre *Saxifraga* dont les sections II à XIII sont définies par leur richesse en leucoanthocyanes et plus particulièrement en leucodelphinidine. Deux sections cependant se singularisent : la section XV (*Diptera*) riche en leucoanthocyanes est par contre très pauvre en leucodelphinidine ; quant à la section I (*Boraphila*), pratiquement dépourvue de leucoanthocyanes, ses représentants montrent de très fortes teneurs en acide ellagique.

Biochimiquement, les genres *Aceriphyllum* et *Bergenia* sont très proches des *Saxifraga-Boraphila*. De son côté, *Bensonia* semble partager le chimisme des Saxifragées typiques.

Un groupe relativement homogène réunit les genres *Heuchera*, *Tellima*, *Tolmiea*, *Mitella* et *Tiarella*, caractérisés par des teneurs en leucoanthocyanes d'importance moyenne, et par la présence de nombreux dérivés phényl-trihydroxylés (leucodelphinidine, myricétine, acide ellagique). *Sullivantia* et *Peltiphyllum* paraissent assez proches de ce groupe.

Nous notons l'hétérogénéité biochimique du genre *Boykinia* dont la section *Peltoboykinia* montre un contenu polyphénolique identique à celui mentionné plus haut pour les *Bergenia* ou les *Saxifraga-Boraphila*, et dont la section *Euboykinia* s'individualise des autres Saxifragoïdées par l'absence de tout dérivé phényl-trihydroxylé¹.

Quant au genre *Chrysosplenium*, il est caractérisé par l'absence de flavonols, ces derniers étant remplacés par des flavones ou des composés de structure complexe (NAKAOKI & al., 1956).

c. Conclusions

Ces résultats nous conduisent à la structuration interne suivante de la sous-famille des Saxifragoïdées :

— Un groupe biochimiquement très homogène que nous appelons « eerele ellagique » réunit les genres *Aceriphyllum*, *Astilboïdes*, *Saxifraga-Boraphila*, *Bergenia* et *Peltoboykinia* ; il est intéressant de noter que nombre de ses représentants possèdent 34 chromosomes somatiques et des structures nucléaires interphasiques très voisines (HAMEL, 1953).

— Un second groupe ou « eerele *Heuchera* » (traduction de l'expression de SCHOEN-NAGEL « *Kreis Heuchera* »), lui aussi très homogène par sa composition pigmentaire, réunit les genres *Tellima*, *Tolmiea*, *Tiarella*, *Mitella* et *Heuchera*, c'est-à-dire les Saxifragées nord-américaines à ovaire uniloculaire et possédant un nombre chromosomique de base égal à 7. Bien que répondant également à cette définition phytogéographique,

1. L'hypothèse de HARA (1937), selon laquelle la section *Peltoboykinia* du genre *Boykinia* doit être élevée au rang de genre autonome, est donc confirmée par les données chimiques.

morphologique et cytologique, le genre *Bensonia* est quelque peu éloigné, son chimisme semblant l'apparenter davantage au genre *Saxifraga*.

A ce groupe très naturel, nous annexons volontiers le genre *Sullivantia* ; n'est-il pas lui aussi nord-américain, et ne partage-t-il pas des caractères cytologiques identiques. Par contre, nous éloignons le genre *Boykinia* (tout au moins la section *Euboykinia*) que ROSENDAHL (1906) et divers cytologistes joignaient au « cercle *Heuchera* ». Quant à *Peltiphyllum*, genre évolué aux dires de HAMEL (1953) et probablement point d'aboutissement d'un rameau évolutif, nous le verrions assez bien comme terme du phylum correspondant au « cercle *Heuchera* ».

— Parallèlement à ce « cercle *Heuchera* », peut être défini un troisième ensemble réunissant les Saxifragées les plus riches en leucoanthocyanes, mais montrant dans le sens *Saxifraga-Rodgersia-Astilbe-Boykinia*, une diminution progressive de la trihydroxylation (disparition progressive de la leucodelphinidine et de l'acide ellagique). Ce groupe n'est autre que le « cercle *Saxifraga* » dont MORF (1950) souligne l'unité morphologique.

— Enfin, de par son chimisme très spécialisé, le genre *Chrysosplenium* mérite un traitement particulier.

2. Sous-famille des **Penthoroidées**

Faut-il placer près des Saxifragoïdées le genre *Penthorum*, unique représentant de la sous-famille des Penthoroidées ?

Cette question est très controversée, certains taxinomistes (ENGLER, 1930 ; WETTSTEIN, 1935 ; EMBERGER, 1960) répondant par l'affirmative, d'autres (SCHOENLAND, 1891 ; SKOVSTED, 1934) étant plus favorables à l'idée d'un rapprochement avec les Crassulacées, d'autres enfin (BALDWIN & *al.*, 1951) refusant de prendre position.

Il faut dire que le genre *Penthorum* fait une excellente synthèse des caractères morphologiques, cytologiques et embryologiques des deux familles.

La biochimie (tableau II) semble dans ce cas précis d'un précieux secours ; en effet, la diagnose polyphénolique de *Penthorum sedoides*, totalement différente de celle des Crassulacées (COMBIER & *al.*, 1967), rappelle très étroitement celle des genres *Bergenia*, *Peltoboykinia*, ... Ce genre viendrait donc s'inscrire près du « cercle ellagique » précédemment défini à l'intérieur des Saxifragoïdées.

3. Sous-famille des **Francoïdées**

En ce qui concerne les Francoïdées, malgré les réticences manifestées par VAN TIEGHEM (1906) et VAN DER ELST (1909) quant au rapprochement *Francoa*-Saxifragacées, la plupart des auteurs partagent de nos jours le point de vue de ENGLER ; mais, alors que certains comme DANDY (1927) rapprochent *Francoa* des Parnassioïdées du fait de la présence de staminodes et de stigmates commissuraux, d'autres comme SCHOENNAGEL (1931) le placent près des Hydrangéoïdées et plus particulièrement près du genre *Philadelphus* avec lequel *Francoa* partage un nombre chromosomique de base identique ($x = 13$), d'autres enfin comme MORF (1950) et HAMEL (1953), considérant la structure du gynécée d'une part, et la taille des chromosomes et le type nucléaire d'autre part, pensent que leurs résultats militent en faveur d'un rapprochement *Francoa*-Saxifragoïdées.

D'un point de vue biochimique, si les parentés *Francoa*-*Parnassia* et *Francoa*-

TABLEAU II. — Comparaison du chimisme polyphénolique de *Penthorum sedoides* avec celui des Crassulacées et celui de quelques Saxifragacées-Saxifragoïdées (*Les symboles ont même signification que ceux du tableau I*)

	LA	LD	LCy	Flol	M	Q	K	Ac. ellag.
<i>Penthorum sedoides</i>	1 ‰	—	+	5 ‰	—	+++	(+)	+++
CRASSULACÉES (33 espèces).....	10	+++	+	2	—	+	++	—
SAXIFRAGACÉES :								
<i>Astilboïdes tabularis</i>	2	(+)	+		—	++	—	+++
<i>Bergenia</i> (5 espèces).....	1	—	+	6	—	+++	(+)	+++
<i>Saxifraga stellaris</i>	1	—	+	7	—	+++	(+)	+++
<i>Peltoboykinia tellimoides</i>	1	—	+	5	—	+	+++	+++

N. B. — Sur les 33 Crassulacées analysées, quatre espèces seulement ne possèdent pas de leucoanthocyanes ; quant à l'acide ellagique, son absence est générale.

TABLEAU III. — Comparaison du chimisme polyphénolique de *Parnassia palustris* avec celui des Guttifères et celui du genre *Boykinia* (Saxifragacées) (*Les symboles ont même signification que dans le tableau I*)

	LA	LD	LCy	Flol	M	Q	K	Ac. ellag.
<i>Parnassia palustris</i>	8 ‰	(+)	+++ (*)	13 ‰	—	+++	(+)	—
SAXIFRAGACÉES :								
<i>Boykinia</i> (2 espèces).....	14	—	+++	7	—	+++	(+)	—
GUTTIFÈRES :								
Hypéricoïdées (23 espèces).....	très riches	(+)	+++ (*)	très riches	—	+++	(+)	—
Calophylloïdées (1 espèce).....	pauvre	—	+	—	—	—	—	—
Clusioïdées (2 espèces).....	pauvres	—	+	—	—	—	—	(+)

(*) Dans les deux cas, la présence de leucopaeonidine est signalée.

Philadelphus sont difficilement reconnaissables, par contre celle avec certaines Saxifragoïdées paraît peu contestable. En effet, la diagnose de *Francoa* est très proche de celle des représentants du « cercle ellagique » des Saxifragoïdées, la seule différence résidant dans la perte totale des leucoanthocyanes (qui n'étaient plus présentes qu'à l'état de traces chez ces derniers) et des flavonols. Cette différence, vue à la lumière des principes d'évolution flavonique énoncés plus haut, nous permet de penser que *Francoa*, proche des genres *Bergenia*, *Aceriphyllum*, ... représente toutefois par rapport à ces derniers un degré d'évolution biochimique légèrement supérieur.

4. Sous-famille des **Parnassioïdées**

Venant de faire allusion au rapprochement *Francoa-Parnassia* proposé par DANDY, nous sommes amené à parler ici du genre *Parnassia* dont la place systématique est sans cesse remise en question, son maintien à l'intérieur des Saxifragacées ne semblant pas d'ailleurs être la meilleure réponse au problème soulevé par ce genre.

En effet, outre des divergences morphologiques, LEBÈGUE (1953) a montré que *Parnassia palustris* n'offre aucune affinité embryologique avec les Saxifragacées. Les résultats caryologiques de HAMEL (1953) pourraient laisser penser à quelque parenté avec les *Mitella*, mais d'un point de vue biochimique un tel rapprochement ne peut être vérifié puisque *Mitella*, appartenant au « cercle *Heuchera* » des Saxifragées, est particulièrement riche en dérivés phényl-trihydroxylés qui font pratiquement défaut chez *Parnassia*. Cette absence de dérivés trihydroxylés a été retrouvée chez les Saxifragacées herbacées dans le genre *Boykinia* ; mais il ne saurait être question d'y voir une réponse au problème posé par *Parnassia* : nous nous heurtons en effet à de nombreuses objections des disciplines classiques.

Par contre, l'hypothèse de ARBER (1943) d'un rapprochement entre *Parnassia* et *Hypericum*, basée sur des ressemblances morphologiques frappantes tant au niveau du gynécée (nombre des carpelles et mode de placentation) qu'au niveau de l'androcée (analogie de forme et de structure des faisceaux staminaux de *Hypericum* et des staminodes de *Parnassia*), semble trouver confirmation dans les données polyphénoliques (tableau III). Le genre *Hypericum*, défini biochimiquement par LEBRETON & al. (1967), montre en effet une composition pigmentaire en tout point similaire à celle de *Parnassia palustris*.

De ce fait, l'éviction de *Parnassia palustris* de la famille des Saxifragacées et son introduction dans le cercle de parenté des Guttifères nous apparaissent, avec les données actuellement disponibles, comme une solution satisfaisante au problème posé par cette espèce.

5. Sous-famille des **Ribésioïdées**

Nous ne nous attarderons pas sur la sous-famille monogénérique des Ribésioïdées, nous contentant de souligner la très grande homogénéité de son chimisme polyphénolique, et sa richesse en leucoanthocyanes, plus particulièrement en leucodolphinidine. Nous noterons cependant le comportement particulier de la section *Symphocalyx* du sous-genre *Coreosma* dont les deux représentants

analysés montrent une très forte régression des leucoanthocyanes compensée par une teneur importante en acide ellagique.

6. Sous-famille des **Hydrangéoïdées**

Si on constate l'homogénéité chimique et la parenté en ce domaine des genres *Kirengeshoma*, *Philadelphus*, *Hydrangea*, *Pileostegia*, *Schizophragma* et *Decumaria*, on doit par contre souligner le comportement particulier des genres *Deinranthe*, *Deutzia* et *Jamesia* qui, dans l'ordre précité, montrent une trihydroxylation croissante (augmentation progressive de la teneur en leucodelphinidine, et apparition de la myricétine chez le dernier), trihydroxylation qui était absente du premier ensemble.

De ce strict point de vue chimique, nous soulignons donc la parenté *Philadelphus*-*Hydrangées*, et nous distinguons nettement le genre *Deutzia* qui appartient pourtant comme *Philadelphus* à la tribu des Philadelphées. Or, ENGLER de même que HUTCHINSON (1927) et divers cytologistes estiment que l'ensemble *Philadelphus-Deutzia* n'a pas eu la même histoire phylétique que le groupe des *Hydrangea* :

- les premiers sont ligneux, alors que les seconds tendent vers un habitus herbacé ;
- les premiers ont pour nombre chromosomique de base $x = 13$, alors que chez les seconds $x = 9$;
- les premiers, et plus particulièrement le genre *Philadelphus*, montrent une polyantrie marquée, alors que cette dernière est absente des seconds.

Nos résultats tendraient alors à montrer que sur deux phylums différents, *Hydrangea* et *Philadelphus* ont atteint le même niveau évolutif chimique, *Deutzia*, sur le phylum *Philadelphus*, ayant au contraire gardé un chimisme relativement primitif conformément aux principes antérieurement énoncés. Quant à *Jamesia*, sa très forte trihydroxylation laisse à penser qu'il est, biochimiquement du moins, très proche de la souche des Hydrangéoïdées.

Nous ne quitterons pas le domaine des Hydrangéoïdées sans parler du genre *Montinia* dont le chimisme souligne l'étroite parenté avec les espèces les plus évoluées des Hydrangéoïdées.

7. Sous-familles des **Escallonioidées**, **Itéoidées** et **Brexioïdées**

On peut envisager simultanément les trois sous-familles Escallonioidées, Itéoidées et Brexioïdées, ou plus exactement les trois genres principaux, *Escallonia*, *Itea* et *Brexia* dont les représentants sont parfois réunis sous le même vocable de Escallonioidées.

Les études classiques définissent un groupe relativement naturel comprenant les genres *Escallonia* et *Itea* ; quant à *Brexia*, il montre tant de particularités morphologiques, anatomiques et cytologiques que son rattachement au groupe *Escallonia-Itea* a paru bien fragile à plus d'un taxinomiste.

Sur ce point, la réponse biochimique est particulièrement intéressante : on voit en effet que le chimisme de *Brexia* est très fidèlement reproduit chez *Itea*, alors que de son côté *Escallonia* paraît jouir d'une relative individualité.

Si les données classiques reconnaissent les affinités de *Escallonia* et de *Itea*,

les données biochimiques sont tout à fait favorables au rattachement à ce groupe du genre *Brcxia*.

C. PROBLÈME DE L'UNITÉ DES SAXIFRAGACÉES

Le profil biochimique que nous venons de tracer souligne en définitive l'assez grande variabilité polyphénolique des Saxifragacées *sensu* ENGLER ; en effet, si la présence de leucoanthocyanes et de flavonols peut être mise en dénominateur commun de la presque totalité des espèces étudiées, qualitativement et quantitativement, les diagnostics sont parfois profondément différents. Nous nous trouvons donc placé devant le même problème que les morphologistes, les cytologistes et les palynologistes, à savoir : comment saisir l'unité de la famille des Saxifragacées ?

1. Hypothèses émises par les systématiciens

ENGLER faisant le point de tous les travaux non chimiques apporte une double réponse à ce problème : les Saxifragacées constituent une *famille par enchaînement* (c'est-à-dire une famille dont les termes extrêmes sont liés par une série de transitions graduées) dans laquelle voisinent *deux rameaux évolutifs* nés d'un *Urtyp* polyandrique ; ce point de vue est illustré dans le tableau IV emprunté à SCHOENNAGEL (1931) : l'auteur reprend cette notion de biphylétisme et essaye, d'après ses propres données caryologiques, de transcrire l'enchaînement possible à l'intérieur de chacun des rameaux ; on notera que l'un des phylums est exclusivement ligneux et que l'autre réunit les espèces herbacées et quelques espèces ligneuses (*Ribes*).

POUR HUTCHINSON (1959), la coupure en fonction de l'habitus est fondamentale ; la famille des Saxifragacées se trouve de ce fait répartie entre deux ordres : Cunoniales réunissant les espèces ligneuses, et Saxifragales regroupant les espèces herbacées. De plus, ces deux ordres auraient des histoires phylétiques très différentes, le premier dérivant des Magnoliales (phylum des *Lignosae*), le second des Ranales (phylum des *Herbaceae*).

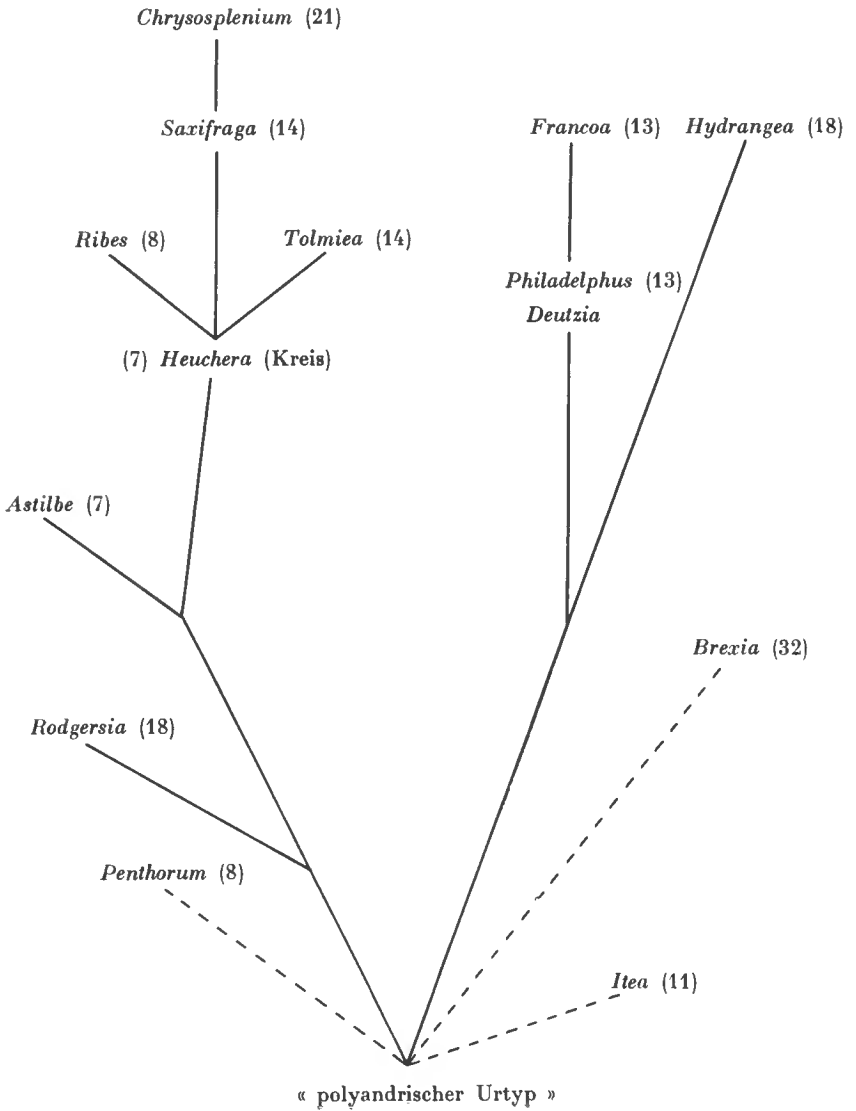
2. Apport de la biochimie flavonique

a. Résultats du traitement mathématique des données biochimiques

La réponse de la biochimie nous est donnée grâce à la propriété de quantifiabilité des caractères polyphénoliques. Cette propriété nous a en effet permis d'appliquer à notre problème les méthodes toutes nouvelles de la taximétrie ; ces méthodes, basées sur le calcul factoriel (PONTIER, 1964 ; DEFAYOLLE & *al.*, 1967), ont pour but de condenser l'information expérimentale. Dans notre cas précis, elles nous ont conduit, partant de nos dosages chimiques, à déterminer les coordonnées des espèces analysées par rapport à deux axes-facteurs principaux, ces deux axes rendant compte de manière significative de la variance des données chimiques de départ (tableau V).

On reconnaît sur ce diagramme bidimensionnel trois grands ensembles dont l'organisation confirme les parentés déjà pressenties :

TABLEAU IV. — Relations phylogénétiques des Saxifragacées
selon SCHOENNAGEL



— Le groupe A réunit les Saxifragoïdées rangées sous le vocable de « cercle ellagique », et permet de confirmer le rattachement à ce dernier des Francoïdées, des Penthoïdées et de certaines Ribésioïdées (*Coreosma-Symphocalyx*).

— Le groupe B souligne l'unité du « cercle *Heuchera* » des Saxifragoïdées ; de plus, confirmation est apportée de l'exclusion de *Bensonia* (qui appartient au groupe C), et de l'introduction de *Sullivantia* et de *Peltiphyllum*.

— Le groupe C montre de haut en bas la succession suivante :

- . *Jamesia*
- . *Ribes* avec lequel voisinent *Itea*, *Brexia*, *Bensonia* et *Deutzia*
- . *Astilbe*, *Rodgersia* près desquels nous trouvons *Deinanthe*
- . *Philadelphus*, *Kirengeshoma*, *Hydrangea*, *Decumaria*, *Pileostegia*, *Schizophragma* avec lesquels voisinent *Montinia*, *Boykinia* et *Escallonia*.

N. B. En ce qui concerne le genre *Saxifraga* dont seulement quelques espèces ont été soumises au traitement mathématique, la section *Boraphila* appartient au groupe A, quant aux autres représentants, ils se partagent entre les groupes B et C (où ils voisinent dans ce dernier cas avec les genres *Ribes* et *Deutzia*).

b. Réponse au problème de l'unité des Saxifragacées

Examinons attentivement le chimisme des diverses espèces figurant dans le tableau V : selon les conventions adoptées dans le tableau I,

- le groupe A peut être défini par : Acide ellagique +++
Leucodelphinidine —
- Le groupe B Acide ellagique +
Leucodelphinidine +
- Le groupe C Acide ellagique —
Leucodelphinidine +++ à — le long de la
diagonale C et dans le sens *Jamesia* → *Philadelphus*

On voit ainsi apparaître dans le groupe C, de *Jamesia* à *Philadelphus*, un arrangement des Saxifragacées selon un gradient négatif de leucodelphinidine.

Dans le sens C-B-A, nous retrouvons ce même gradient négatif de leucodelphinidine, simultanément auquel se développe cette fois un gradient positif d'acide ellagique ; nous avons donc un double gradient en anticorrélation, ou plus exactement superposition au gradient négatif de leucodelphinidine d'un gradient positif subordonné d'acide ellagique.

Nous saisissons alors de manière dynamique l'unité ou plutôt l'enchaînement des Saxifragacées, famille dont les divers membres sont définis et reliés par le jeu de deux gradients en partie compétitifs, le gradient négatif de leucodelphinidine étant le critère fondamental donnant l'unité profonde et (conformément aux principes d'évolution flavonique) le sens évolutif de la famille.

Quant au gradient positif d'acide ellagique, il semble signifier qu'au cours de l'évolution certaines espèces auraient acquis les systèmes enzymatiques nécessaires à la synthèse de ce composé, synthèse qui doit se faire selon une voie métabolique probablement compétitive de celle gouvernant la synthèse de leucodelphinidine. L'apparition de l'acide ellagique résulterait donc d'une mutation, et nous rejoignons en cela une hypothèse émise par BATE-SMITH en 1965.

TABLEAU V. — Distribution des Saxifragacées
en fonction des deux premiers axes-facteurs définis par le calcul

Remarques : X = 14, 71, 72, 74, 78, 86, 107, 119

Y = 68, 69, 73, 76, 77, 84, 85, 87, 108, 109, 110, 122

Z = 67, 79, 80, 81, 82, 83, 92, 95, 101, 102, 105, 114, 117, 118

s/famille des PENTHOROÏDÉES	44. <i>Ribes rubrum</i>	87. <i>Philadelphus coronarius</i>
1. <i>Penthorum sedoides</i>	45. » <i>petraeum</i>	88. » <i>caucasicus</i>
s/famille des SAXIFRAGOÏDÉES	46. » <i>glutinatum</i>	89. <i>Jamesia americana</i>
2. <i>Astilbe biternata</i>	47. » <i>sanguineum</i>	90. <i>Deutzia pulchra</i>
3. » <i>japonica</i>	48. » <i>aureum</i>	91. » <i>sieboldii</i>
4. » <i>rivularis</i>	49. » <i>odoratum</i>	92. » <i>gracilis</i>
5. <i>Rodgersia aesculifolia</i>	50. » <i>ceruum</i>	93. » <i>crenata</i>
6. » <i>sambucifolia</i>	51. » <i>viburnifolium</i>	94. » <i>schneideriana</i>
7. » <i>podophylla</i>	52. » <i>dikusha</i>	95. » <i>purpurascens</i>
8. » <i>pardoni</i>	53. » <i>nigrum</i>	96. » <i>wilsonii</i>
9. <i>Astilboides tabularis</i>	54. » <i>menziesii</i>	97. » <i>vilmorinae</i>
10. <i>Leptarrhena pyrolifolia</i>	55. » <i>bureiense</i>	98. » <i>staminea</i>
11. <i>Aceriphyllum rossii</i>	56. » <i>grossularia</i>	99. » <i>longifolia</i>
12. <i>Sullivantia sullivantii</i>	57. » <i>hirtellum</i>	100. » <i>mollis</i>
13. <i>Boykinia tellimoides</i>	58. » <i>fasciculatum</i>	101. » <i>corymbosa</i>
14. » <i>elata</i>	59. » <i>diacantha</i>	102. <i>Kirengeshoma palmata</i>
15. » <i>rotundifolia</i>	60. » <i>giraldii</i>	103. <i>Deinanthe bifida</i>
16. <i>Bergenia cordifolia</i>	61. » <i>alpinum</i>	104. » <i>coerulea</i>
17. » <i>crassifolia</i>	62. » <i>vilmorinii</i>	105. <i>Hydrangea macrophylla</i>
18. » <i>ligulata</i>	63. » <i>glaciale</i>	106. » <i>serrata</i>
19. <i>Peltiphyllum peltatum</i>	s/famille des FRANCOÏDÉES	107. » <i>paniculata</i>
20. <i>Saxifraga stellaris</i>	64. <i>Francoa sonchifolia</i>	108. » <i>xanthoneura</i>
21. » <i>cuneifolia</i>	65. » <i>appendiculata</i>	109. » <i>bretschneideri</i>
22. » <i>tridactylites</i>	s/famille des BAUÉROÏDÉES	110. » <i>heteromalla</i>
23. » <i>granulata</i>	66. <i>Bauera rubioides</i>	111. » <i>radiata</i>
24. » <i>moschata</i>	s/famille des HYDRANGÉOÏDÉES	112. » <i>cinerea</i>
25. » <i>bryoides</i>	67. <i>Philadelphus henryi</i>	113. » <i>arborescens</i>
26. » <i>aizoides</i>	68. » <i>mexicanus</i>	114. » <i>sargentiana</i>
27. » <i>aizoon</i>	69. » <i>purpureo-maculatus</i>	115. » <i>petiolaris</i>
28. » <i>oppositifolia</i>	70. » <i>hirsutus</i>	116. » <i>anomala</i>
29. <i>Tiarella cordifolia</i>	71. » <i>laxus</i>	117. <i>Schizophragma integrifolia</i>
30. <i>Heuchera villosa</i>	72. » <i>inodorus</i>	118. <i>Pileostegia viburnoides</i>
31. » <i>americana</i>	73. » <i>grandiflorus</i>	119. <i>Decumaria sinensis</i>
32. » <i>pubescens</i>	74. » <i>floridus</i>	s/famille des ITÉOÏDÉES
33. » <i>hispida</i>	75. » <i>cordifolius</i>	120. <i>Itea virginica</i>
34. » <i>sanguinea</i>	76. » <i>lewisii</i>	s/famille des BREXIOÏDÉES
35. » <i>cylindrica</i>	77. » <i>intectus</i>	121. <i>Brexia madagascariensis</i>
36. <i>Totmiea menziesii</i>	78. » <i>latifolius</i>	s/famille des ESCALLONIOÏDÉES
37. <i>Mitella ovalis</i>	79. » <i>magdalenae</i>	122. <i>Anopterus glandulosus</i>
38. <i>Tellima grandiflora</i>	80. » <i>subcanus</i>	123. <i>Escallonia rubra</i>
39. <i>Benzonia oregona</i>	81. » <i>tomentosus</i>	124. » <i>macrantha</i>
40. <i>Chrysosplenium alternifolium</i>	82. » <i>satsumanus</i>	125. » <i>floribunda</i>
41. » <i>oppositifolium</i>	83. » <i>brachybotrys</i>	s/famille des MONTINIOÏDÉES
s/famille des RIBÉSIOÏDÉES	84. » <i>schrenkii</i>	126. <i>Montinia caryophyllacea</i>
42. <i>Ribes multiflorum</i>	85. » <i>pekinensis</i>	
43. » <i>triste</i>	86. » <i>nepalensis</i>	

Jamesia



Ribes
Brensonia
Itea
Brexia

Deutzia

Deinanthe
Rodgersia

Boykinia
Philadelphus
Hydrangea
Montinia

Astilbe
Escallonia

cercle
Heuchera
Sullivantia
Peltiphyllum



Ribes
Symphocalyx
cercle
Ellagique
Francoa
Penthorum

FACTEUR I

89

60

56 51 59
45 46 42

90 44 62
55 57 120 43 63

98 52 47 61 39
50 121

24 91 96 26
70 58 53

100 99 93
5 8 6 40
3 41

103
104

15 116 115 X Y Z

4 125 66
124 123

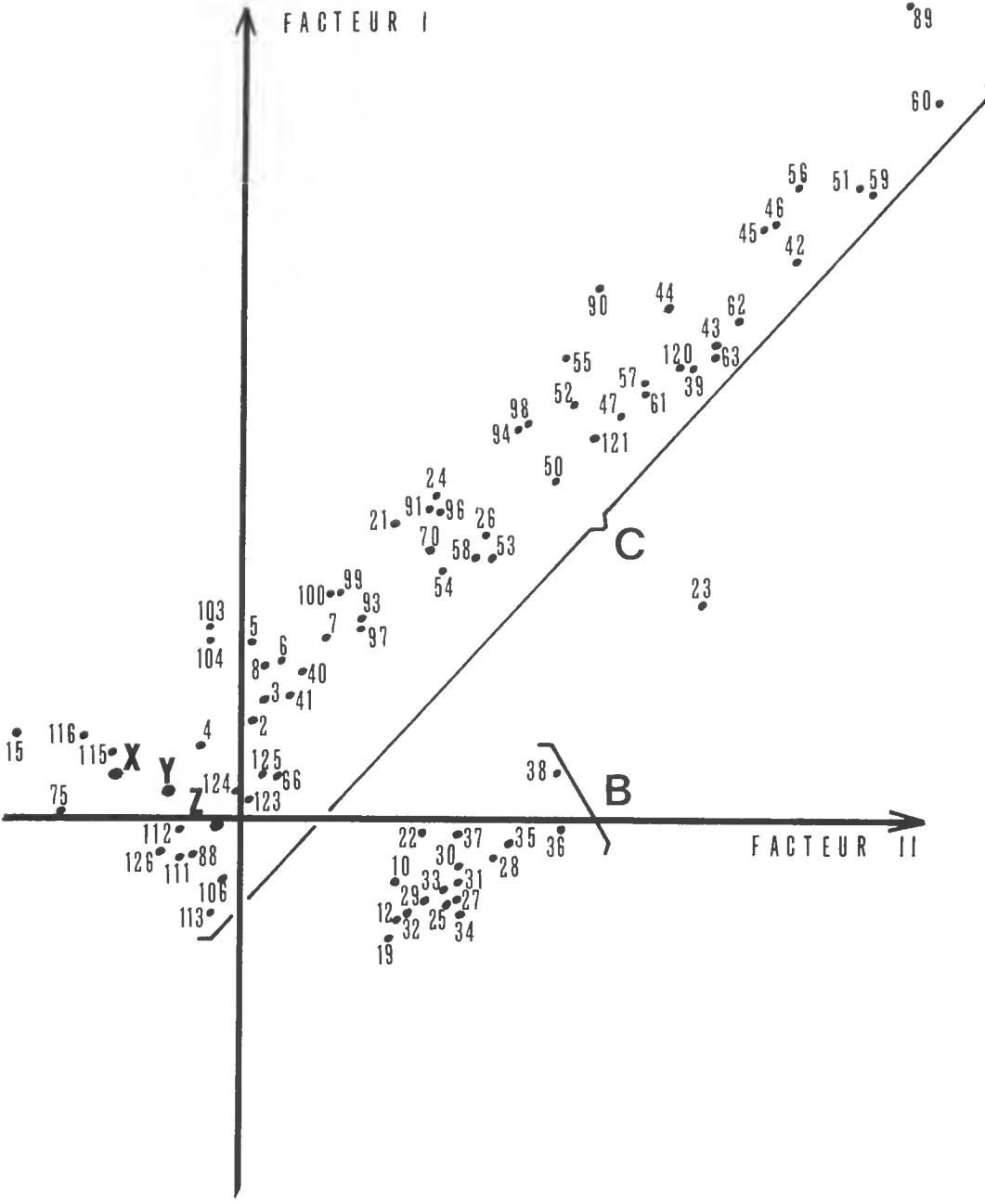
38 B

112 88 106
126 111 113

22 37 35 36
10 30 28
29 33 31 27
12 32 25 34
19

FACTEUR II

48 A
49 11
9 13
16 1 64 65
17 18 20



Voici donc matérialisée et confirmée la notion de famille par enchaînement que nous devons aux systématiciens traditionnels.

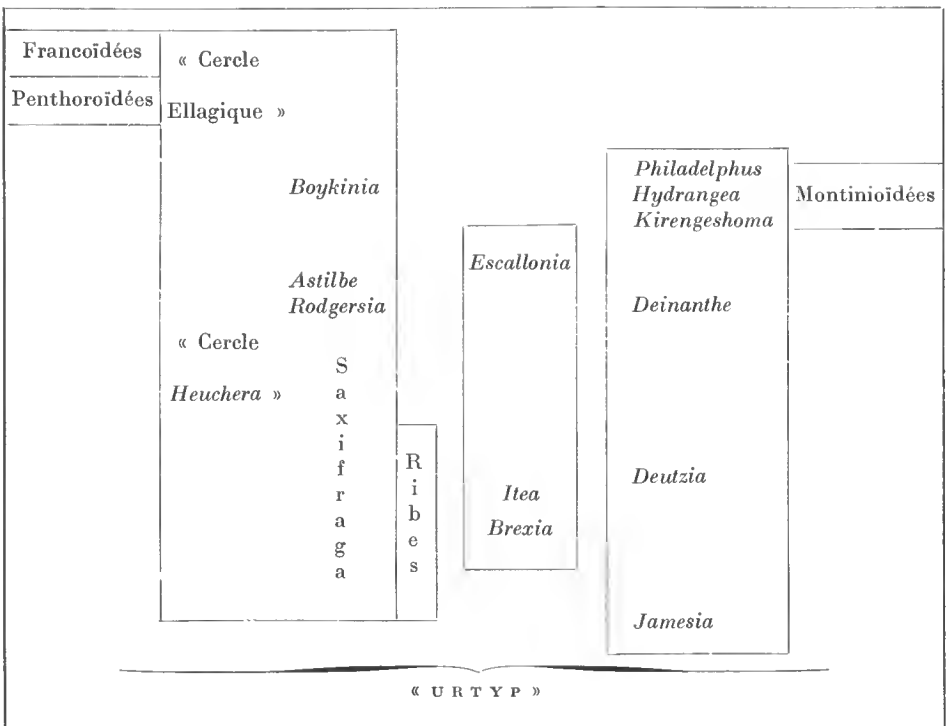
En outre, de l'observation du tableau V, et en restant dans un domaine strictement chimique, nous sommes conduit à l'idée qu'il existe un progéniteur commun à toutes les Saxifragacées, progéniteur dont la définition biochimique devrait être proche de celle des genres *Jamesia* ou *Ribes* ; nous partageons ainsi le point de vue de ENGLER selon lequel les divers représentants de cette famille auraient évolué à partir d'un *Urtyp* commun.

3. Considérations phylogénétiques

Si le tableau V nous a permis de retracer le phylétisme chimique des Saxifragacées, nous nous garderons cependant d'en conclure à la généralisation des concepts énoncés, les rapprochements envisagés correspondant plus à des niveaux évolutifs comparables qu'à de réelles parentés.

Nous référant à l'ensemble des données actuellement disponibles sur les Saxifragacées, il nous semble préférable de reconnaître plusieurs rameaux évolutifs naissant de l'*Urtyp*, ou plutôt plusieurs faisceaux de rameaux évolutifs, chacun d'eux montrant des comportements polyphénoliques comparables (tableau VI).

TABLEAU VI. — Relations phylogénétiques des Saxifragacées avec niveaux évolutifs chimiques



L'un des faisceaux réunit Saxifragoïdées, Francoïdées et Pentthoroïdées, c'est-à-dire les espèces herbacées ; nous pensons comme ENGLER que le genre *Ribes*, bien que ligneux, doit lui être annexé : son chimisme leucoanthocyannique est en effet très proche de celui des Saxifragas, et c'est de plus le seul genre ligneux dont certaines espèces montrent une importante régression de la leucodelphinidine compensée par des quantités pondérables d'acide ellagique, particularité caractéristique des Francoïdées, des Pentthoroïdées et de certaines Saxifragoïdées.

Un second faisceau correspond aux Hydrangéoïdées et aux Montinioïdées.

Quant aux Escallonioïdées, Itéoïdées et Brexioïdées, nous devons nous contenter de dire qu'elles semblent assurer la transition entre les Ribésioïdées, grâce à *Itea* et à *Brexia*, et les Hydrangéoïdées, grâce à *Escallonia*.

III. LA FAMILLE DES *PITTIOSPORACÉES*

Comme nous l'avons déjà dit, ce sera la seule famille considérée comme affine des Saxifragacées que nous envisagerons ici. Elle soulève un problème systématique particulièrement intéressant : en effet, depuis les travaux de BAILLON qui, en 1872, écrivait « Nous avons considéré les Brexiées comme rattachant bien les Pittosporées aux Saxifragées... Les Pittosporées sont des Escalloniées à ovaire supère », la plupart des auteurs (PRITZEL, 1930 ; TAKHTAJAN, 1959 ; EMBERGER, 1960 ; GROS, 1965) reconnaissent la parenté des Pittosporacées avec les Saxifragacées.

Si cette parenté est soulignée tant par la morphologie que par la cytologie, il n'en reste pas moins vrai que d'un point de vue anatomique, il existe des divergences profondes entre les deux familles, divergences qui feront dire à EMBERGER : « Les Pittosporacées sont des Saxifragacées à canaux sécréteurs ».

Prenant en considération ces divergences anatomiques, Van TIEGHEM (1884 ; 1906) et SCHURHOFF (1929) proposent une autre solution à ce problème : les Pittosporacées doivent être rattachées non aux Saxifragacées mais aux Umbelliflores (Umbellifères et Araliacées). Or, si nous comparons le chimisme polyphénolique du genre *Pittosporum*, par ailleurs très homogène, avec celui des Umbelliflores (tableau VII) et celui des Saxifragacées défini plus haut, nous voyons que l'absence uniforme de leucoanthocyanes et de tout dérivé trihydroxylé (leucodelphinidine, myricétine) donne au genre *Pittosporum* un caractère assez unique au sein des Saxifragacées, alors que ces deux caractéristiques sont communes chez les Umbellifères et les Araliacées analysées par BATE-SMITH (1962).

Il serait prématuré de tirer des conclusions définitives sur le sujet, mais on peut attirer l'attention sur le fait que les résultats biochimiques actuellement disponibles militent plus en faveur de l'hypothèse de Van TIEGHEM que de celle de BAILLON et de la plupart des auteurs contemporains.

TABLEAU VII. — Comparaison du chimisme polyphénolique du genre *Pittosporum* avec celui des Umbelliflores
(Les symboles ont même signification que dans le tableau I)

	LA	LD	LCy	Ac. ellag.
<i>Pittosporum</i> (17 espèces).....	—	—	—	—
ARALIACÉES (5 espèces).....	—	—	—	—
OMBELLIFÈRES (10 espèces).....	—	—	—	—

	Flol	M	Q	K
<i>Pittosporum</i> (17 espèces).....	7 %	—	++	++
ARALIACÉES (5 espèces).....	riches	—	++	++
OMBELLIFÈRES (10 espèces).....	riches	—	++	++

IV. CONCLUSIONS

Ces quelques exemples montrent que les critères biochimiques peuvent être d'un précieux secours pour la résolution de problèmes taxinomiques et phylogénétiques relatifs à un groupe végétal déterminé. Ils nous ont en effet permis, dans le cas de la famille des Saxifragacées

— d'apporter réponse à quelques-uns des nombreux problèmes posés par la place systématique des genres *Penthorum*, *Astilboïdes*, *Boykinia*, *Brexia*, *Francoa*...

— de souligner ou de confirmer l'unité de groupes tels que le « cercle ellagique », le « cercle *Heuchera* »...

— d'éclairer d'un jour nouveau les affinités des genres *Parnassia*, *Pittosporum*.

— de concrétiser la notion de famille par enchaînement appliquée aux Saxifragacées, et par là de saisir leur unité polyphénolique profonde.

Comme l'ont montré ces divers exemples, les critères biochimiques apparaissent en fin de compte comme *un des nombreux arguments* dont doit se servir le chercheur pour parvenir à une systématique aussi naturelle et « totale » que possible ; ils ne prennent en effet toute leur valeur qu'après confrontation et comparaison avec les données des disciplines plus classiques.

Il faut cependant reconnaître que les données biochimiques apportent une dimension nouvelle à la systématique ; outre leur caractère objectif, lié à la notion de structure moléculaire, leur quantifiabilité, vue à la lumière des

séquences biogénétiques et de l'interprétation qu'en peut donner le traitement mathématique, permet de proposer un signe évolutif qui pour la première fois sans doute exclut toute inférence intuitive dans le choix de l'orientation des critères phylogénétiques.

Remerciements

Nous exprimons nos plus vifs remerciements à Monsieur le Professeur J. L. HAMEL (Laboratoire de Biologie Végétale Appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) et à Monsieur le Professeur P. LEBRETON (Laboratoire de Biologie Végétale, Faculté des Sciences de Lyon) pour l'intérêt qu'ils ont bien voulu porter à ce travail et les nombreuses suggestions dont ils l'ont fait bénéficier.

Département de Biologie Végétale,
Service de Phytochimie et de Phytophysiologie,
Faculté des Sciences de Lyon, 43 Bd du 11 novembre,
69-Villeurbanne, France

BIBLIOGRAPHIE

- AGABABJAN, V., 1960. — Palynosystématique de la famille des Itéacées. *Izvest. Akad. Nauk. Arm. SSR Biol. Nauk.*, **13**, pp. 99-102.
- 1961. — Matériaux pour l'étude palynosystématique de la famille des Saxifragacées. *Id.*, **14**, pp. 45-61.
- 1961. — Palynomorphologie de la famille des Hydrangéacées. *Id.*, pp. 17-26.
- 1963. — Palynomorphologie du genre *Ribes*. *Id.*, **16**, pp. 93-98.
- 1964. — Évolution du pollen dans les ordres Cunoniales et Saxifragales, en relation avec quelques problèmes de leur systématique et de leur phylogénie. *Id.*, **17**, pp. 59-72.
- ARBER, A., 1913. — On the structure of the androecium in *Parnassia* and its bearing on the affinities of the genus. *Ann. Bot. (G. B.)*, **27**, pp. 491-510.
- BAILLON, H., 1872. — Saxifragacées, in *Histoire des Plantes*. Hachette et C^{ie}, Paris, **3**, pp. 325-464.
- BALDWIN, J. T. jr., et B. M. SPEESE, 1951. — *Penthorum* : its chromosomes. *Rhodora (G. B.)*, pp. 89-91.
- BATE-SMITH, E. C., 1956. — Commoner phenolic constituents of plants and their systematic distribution. *Proc. Roy. Dublin Soc.*, **27**, pp. 165-176.
- 1962. — The phenolic constituents of plants and their taxonomic significance. I Dicotyledons. *Jour. Linn. Soc. Bot. London*, **58**, pp. 95-173.
- 1965. — Recent progress in the chemical taxonomy of some phenolic constituents of plants. *Bull. Soc. Bot. Fr., mémoires*, pp. 16-28.
- COMBIER, H., et M. JAY, 1967. — Distribution des flavonoïdes chez les Crassulacées. *Plant. Med. et Phytother. Fr.*, **1**, pp. 165-170.
- DAHLGREN, K. V. O., 1930. — Zur Embryologie der Saxifragoideen. *Svensk Bot. Tidskr.*, **24**, pp. 429-448.
- DANDY, J. E., 1927. — Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants : VI, B, the genera of Saxifragaceae. *Kew Bull. Miscel. Inform.*, **3**, pp. 107-118.

- DEFAYOLLE, M., J. PONTIER, P. PONCET, J. BUSSIÈRE et L. COLOBERT, 1968. — Application de l'analyse factorielle à la taxométrie des microorganismes. *Biométrie et Praximétrie (Bruxelles)*, **10**, pp. 14-51.
- EMBERGER, L., 1960. — In M. CHADEFAUD et L. EMBERGER, *Traité de Botanique Systématique*. Masson et C^{ie}, Paris. II, les Végétaux Vasculaires, 1539 p.
- ENGLER, A., 1930. — Saxifragaceae, in A. ENGLER et K. PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2^e édit., **18 a**, pp. 74-226.
- ERDTMAN, G., 1966. — Pollen morphology and plant taxonomy. Hafner publishing Co, New-York and London. Angiosperms, Saxifragaceae, pp. 399-402.
- GROS, J. P., 1965. — Contribution à l'étude cytotoxinomique des Pittosporacées *Mém. Mus. Hist. nat., Paris (Bot.)*, **16**, pp. 61-90.
- HAMEL, J. L., 1953. — Contribution à l'étude cytotoxinomique des Saxifragacées. *Rev. Cyt. Biol. Vég. Fr.*, **14**, pp. 113-313.
- HARA, H., 1937. — Two new genera of Saxifragaceae in Japan. *Bot. Mag. Tokyo*, **51**, pp. 250-253.
- HARBORNE, J. B., 1967. — Comparative biochemistry of the flavonoids. Acad. Press London and New-York, 383 p.
- HUTCHINSON, J., 1927. — Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants : VI, A, the genera of Hydrangeaceae. *Kew Bull. Miscel. Inform.*, **3**, pp. 100-107.
- 1959. — The families of flowering plants, 2^e édit., Clarendon Press Oxford. I, Dicotyledons.
- JAY, M., 1968 a. — Distribution des flavonoïdes chez les Hamamélidacées et familles affines. *Taxon (Pays-Bas)*, **17**, pp. 136-147.
- 1968 b. — Distribution des flavonoïdes chez les Cunoniacées. *Id.*, pp. 489-495.
- 1968 c. — Distribution des flavonoïdes chez les Bruniacées. *Id.*, pp. 484-488.
- 1969 a. — Contribution biochimique à la connaissance taxinomique et phylogénétique des Saxifragacées et familles affines. Thèse Doc. Sc. Lyon.
- 1969 b. — Distribution des flavonoïdes chez les Saxifragacées *sensu stricto*. *Trav. Lab. de La Jaysinia, Mus. Hist. nat., Paris*, **3**, pp. 111-165.
- LEBÈGUE, A., 1952. — Recherche embryogénique sur quelques Dicotylédones dialypétales. *Ann. Sci. Nat. (Bot.) Fr.*, **13**, pp. 1-160.
- 1953. — Embryogénie des Parnassiacées. Développement de l'embryon de *Parnassia palustris* L. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **236**, pp. 1693-1695.
- LEBRETON, P., 1962. — Contribution à l'étude des flavonoïdes du Houblon (*Humulus lupulus* L.) et autres Urticales. Thèse Doc. Sc. Lyon.
- et M. P. BOUCHEZ, 1967. — Distribution des composés polyphénoliques chez les Pariétales. *Phytochem. (England)*, **6**, pp. 1601-1608.
- M. JAY et B. VOIRIN, 1967. — Sur l'analyse qualitative et quantitative des flavonoïdes. *Chim. Anal. Fr.*, **49**, pp. 375-383.
- LÖVE, A., et D. LÖVE, 1948. — Chromosome numbers of northern plant species. *Icel Univ. Inst. Appl. Sci., Dep. Agric. Rep.*, **13**, pp. 1-131.
- — 1951. Studies on the origin of Icelandic flora. II. Saxifragaceae. *Svensk Bot. Tidskr.*, **45**, pp. 368-399.
- MAURITZON, J., 1933. — Studien über die Embryologie der Familien Crassulaceae und Saxifragaceae. *Gleerupska Univ. Bokhandeln : Lund*, 152 p.
- MELCHIOR, H., 1964. — A. ENGLER's *Syllabus der Pflanzenfamilien*, 12^e édit. Gebrüder Borntraeger, Berlin-Nikolassee. II, Angiospermen, 666 p.

- MORF, E., 1950. — Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoeceum der Saxifragaceen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, **60**, pp. 516-590.
- NAKAOKI, T. et N. MORITA, 1956. — A new glycoside of *Chrysosplenium japonicum* Mak. (III.). *Jour. Pharm. Soc. Japan*, **76**, pp. 320-322.
- PONTIER, J., 1964. — Une méthode d'analyse factorielle. Quelques applications à la Biologie. Thèse Doc. Sc. Lyon.
- PRITZEL, E., 1930. — Pittosporaceae, in A. ENGLER et K. PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2^e édit., **18 a**, pp. 265-286.
- RÖCEN, T., 1928. — Beitrag zur Embryologie der Crassulaceen. *Svensk Bot. Tidskr.*, **22**, pp. 368-376.
- ROSENDAHL, C. O., 1906. — Die nordamerikanischen Saxifragineae und ihre Verwandtschafts-Verhaeltnisse in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. *Bot. Jarh. f. Syst. Pflanzenges. u. Pflanzengeogr.*, **37**, pp. 1-89.
- SAX, K., 1931. — Chromosome numbers in the ligneous Saxifragaceae. *Jour. Arnold Arbor. (Harward Univ.)*, **12**, pp. 198-206.
- SCHOENLAND, S., 1891. — Crassulaceae, in A. ENGLER et K. PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, **3**, 2 a, pp. 23-38.
- SCHOENNAGEL, E., 1931. — Chromosomenzahl und Phylogenie der Saxifragaceen. *Bot. Jarh. f. Syst. Pflanzenges. u. Pflanzengeogr.*, **64**, pp. 266-308.
- SCHURHOFF, P. N., 1929. — Ueber die systematische Stellung der Pittosporaceae* *Beitr. Biol. der Pflanz.*, **17**, pp. 72-86.
- SKOVSTED, A., 1934. — Cytological studies in the tribe Saxifragae. *Dansk. Bot. Ark.*, **8**, pp. 1-52.
- SOUÈGES, R., 1936. — Les relations embryogéniques des Crassulacées, Saxifragacées et Hypéricacées. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **83**, pp. 317-329.
- TAKHTAJAN, A., 1959. — Die Evolution der Angiospermen. Gustav Fischer, Jena. 344 p.
- THOUVENIN, M., 1890. — Recherches sur la structure des Saxifragacées. Thèse Doc. Sc. Paris.
- TIPPO, O., 1938. — Comparative anatomy of Moraceae and presumed allies. *Bot. Gaz. (U.S.A.)*, **100**, pp. 1-99.
- VAN DER ELST, P., 1909. — Bijdrage tot de Kennis van de zaadkoopontwikkeling der Saxifragaccen. Dissert. Utrecht.
- VAN TIEGHEM, P., 1884. — Sur la structure et les affinités des Pittosporées. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **31**, pp. 383-385.
- 1906. — Éléments de Botanique. II, Botanique spéciale, 4^e édit., Masson et C^{ie}, Paris.
- WETTSTEIN, R., 1935. — Handbuch der systematischen Botanik, 4^e édit., Franz Deuticke, Leipzig und Wien; Reprint Asher and Co, Amsterdam (1962). 1152 p.
- ZIELINSKI, Q. B., 1952. — Chromosome numbers and meiotic studies in *Ribes*. *Bot. Gaz. (U.S.A.)*, **114**, pp. 265-274.
- 1955. — *Escallonia* : the genus and its chromosomes. *Id.*, **117**, pp. 166-172.